

FACULTAD DE CIENCIAS
GRADO EN BIOLOGÍA
TRABAJO FIN DE GRADO
CURSO ACADÉMICO [2018-2019]

TÍTULO:

**LA "FAUNA DE EDIACARA" Y SUS PRINCIPALES
CARACTERÍSTICAS. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.**

AUTOR:

SARAY RUBIO BERNA

Resumen

La “Fauna de Ediacara” es el término correspondiente a la asociación de organismos fósiles pertenecientes a la segunda mitad del periodo Ediacárico (565-543 Ma). Este periodo de tiempo sitúa a los organismos en un momento importante de la evolución de la Tierra, el límite entre el Proterozoico y el Fanerozoico, de manera que el estudio de esta biota ofrece la oportunidad, no solo de entender la composición y estructura del ecosistema precámbrico sino además también el tránsito hacia los ecosistemas del periodo Cámbrico.

Esta asociación fósil representa uno de los primeros ecosistemas que alberga organismos macroscópicos y complejos, incluyendo los ancestros de los animales. Habitaron en íntima relación con los tapetes microbianos, y ecológicamente fueron similares a los ecosistemas bentónicos suspensívoros modernos, tanto en complejidad como en estructura. Presentaban una gran diversidad con al menos cinco grupos principales bien diferenciados y a pesar de ser mayoritariamente organismos de cuerpo blando presentaron unas condiciones de preservación únicas que han permitido su descubrimiento en cientos de formaciones geológicas alrededor del mundo. Su extinción fue probablemente producto de un profundo cambio en la complejidad de las comunidades, siendo estos organismos progresivamente reemplazados por nuevos taxones que presentaban mejores adaptaciones al medio.

Conocer este tipo de biota es fundamental para comprender mejor la serie de eventos biológicos que han ocurrido en la biosfera a través del tiempo, que finalmente resultan en la biosfera actualmente conocida.

Palabras clave

Revisión bibliográfica; fauna ediacárica; paleoecología ediacárica; tafonomía ediacárica

Abstract

"Ediacaran fauna" is the term corresponding to the association of fossil organisms belonging to the second half of the Ediacaran period (565-543 Ma). This period of time places these organisms in an important moment of the evolution of Earth, the boundary between the Proterozoic and the Phanerozoic, so that the study of this biota offers the opportunity, not only to understand the composition and structure of the precambrian ecosystem but also the transit to the ecosystems of the Cambrian period.

This fossil association represents one of the first ecosystems that houses macroscopic and complex organisms, including the ancestors of animals. They lived in close relationship with microbial mats, and ecologically they were similar to modern filter-feeding benthic ecosystems, both in complexity and structure. They presented a great diversity with at least five well differentiated main groups and despite being mostly soft-body organisms they presented unique preservation conditions that have allowed their discovery in hundreds of geologic formations around the world. Its extinction was probably the result of a profound change in the complexity of the communities, being these organisms progressively replaced by new taxa that showed better adaptations to the environment.

Knowing this type of biota is essential to better understand the series of biological events that have occurred in the biosphere over time, which ultimately result in the current biosphere.

Keywords

Bibliographic review; ediacaran fauna; ediacaran paleoecology; ediacaran taphonomy

ÍNDICE

1. Introducción	4
1.1 Contexto paleogeográfico y paleoclimático	5
2. Antecedentes	7
3. Objetivos	8
4. Metodología	8
5. Plan de trabajo	9
6. Resultados	9
6.1 Distribución temporal y geográfica de la biota fósil	9
6.2 Morfología y taxonomía de los organismos	10
6.2.1 Asociación de Avalon	11
6.2.2 Asociación de “White Sea”	12
6.2.3 Asociación de Nama	13
6.2.4 Afinidades taxonómicas	14
6.3 Paleoecología ediacárica	15
6.3.1 Modo de vida y formas de alimentación	16
6.3.2 Crecimiento, ontogenia y estrategias reproductivas	18
6.3.3 Composición y estructura de las comunidades	19
6.4 Tafonomía	20
6.4.1 Estilos tafonómicos	21
6.5 Extinción ediacárica y transición al Cámbrico	24
6.6 Estudio bibliométrico	26
7. Discusión	27
8. Conclusiones	29
9. Referencias bibliográficas	30

1. Introducción

A pesar de haber estado bajo debate, la presencia de unos caracteres paleobiológicos, químicos y criogénicos únicos justifican la definición del Ediacárico como sistema o periodo geológico diferenciado, representando un intervalo importante en la evolución de la Tierra (Knoll, 2004). Éste queda delimitado temporalmente entre los 635 y los 542 Ma antes de la actualidad, correspondiéndose con el Neoproterozoico tardío, y constituyendo la transición entre los eones Proterozoico y Fanerozoico (Sibaja, 2015).

2,500	2,300	2,050	1,800	1,600	1,400	1,200	1,000	850	635	542	488.3	443.7	416	359.2	299	251	199.6	145.5	65.5	23.03	1.806	0	Ma
Sidérico	Riácico	Orosínico	Estatérico	Calimico	Eclásico	Esténico	Tónico	Criogénico	Ediacárico	Cámbrico	Ordovícico	Silúrico	Devónico	Carbonífero	Permico	Triásico	Jurásico	Cretácico	Paleógeno	Neógeno	Cuaternario		PERÍODO
Paleoproterozoico			Mesoproterozoico			Neoproterozoico			Paleozoico					Mesozoico			Cenozoico		ERA				
Proterozoico										Fanerozoico												EÓN	

Tabla cronoestratigráfica donde se muestra coloreado el periodo Ediacárico, delimitado temporalmente entre los 635 y 542 Ma. (Adaptado de Sibaja, 2015).

La biota fósil de este periodo se corresponde con el conjunto de fósiles encontrados en dicho nivel estratigráfico. Este conjunto está formado por dos amplios grupos.

Inmediatamente sobre la base del período Criogénico y hasta la glaciación de Gaskiers, comprendiendo la primera mitad del período, se encuentran los microfósiles de Ediacara, una sucesión de formas microscópicas, esféricas o en forma de jarrón y con paredes orgánicas, generalmente agrupadas con el nombre de “acritarcos” pero que probablemente constituyen representantes de diferentes phyla, incluyendo algas y posibles embriones de animales simples, conocidos como embriones de Doushantuo, por la formación geológica donde fueron encontrados. Tras esta glaciación, durante la segunda mitad del periodo, se encuentra el segundo grupo compuesto por la biota típica de Ediacara, que representa el concepto de “Fauna de Ediacara”. Se trata de un grupo de organismos eucariotas, macroscópicos y complejos que tuvo lugar antes del Cámbrico, así como de sus trazas fósiles (Narbonne, 2005; Shu *et al.*, 2014; Ogg, Ogg y Gradstein, 2016).

Se puede decir que esta biota ocupa una posición central en la evolución de la vida en la Tierra, encontrándose entre las grandes comunidades microbianas que caracterizan los estromatolitos clásicos del Precámbrico y las biotas provistas de caparazones mineralizados en el Cámbrico (Narbonne, 1998).

El nombre, pronunciado “Ediácara”, (Anguita, 2002), proviene de las colinas de

Ediacara en la Sierra de Flinders, la cual se encuentra en el sur de Australia, donde fue descubierta una magnífica asociación de fósiles representantes de estos organismos (Sprigg, 1947) y donde se ha establecido el Estratotipo (*Global Boundary Stratotype Section and Point*, abreviado **GSSP**) de este sistema, concretamente en la base de la Formación Nuccaleena, en la sección Enorama Creek (Knoll *et al.*, 2006).

La Fauna de Ediacara constituye un grupo de enigmáticos organismos fósiles de cuerpo blando y de gran tamaño tradicionalmente interpretados como precursores evolutivos de los animales (Glaessner, 1984; Gehling, 1991). Aunque algunos de ellos parecen haber sido un experimento fallido en la evolución y se propone que pudieran pertenecer a reinos extintos filogenéticamente distantes a los metazoa (Seilacher, 1992).

Nuevas observaciones permiten decir que al menos parte de los fósiles de Ediacara sí representan animales, incluyendo aquellos con simetría bilateral (Seilacher, Grazhdankin y Legouta, 2003; Seilacher, 2007). Sin embargo, muchos continúan aún siendo un misterio en cuanto a su filogenia.

1.1 Contexto paleogeográfico y paleoclimático

Al final del Mesoproterozoico e inicio del Neoproterozoico encontraríamos un supercontinente, denominado Rodinia, incluyendo la mayor parte de la corteza continental, hasta hace aproximadamente 750 Ma, durante el periodo Criogénico, el inmediatamente anterior al Ediacárico, cuando éste único continente empezaría a fragmentarse en varios (Tewari, 2007).

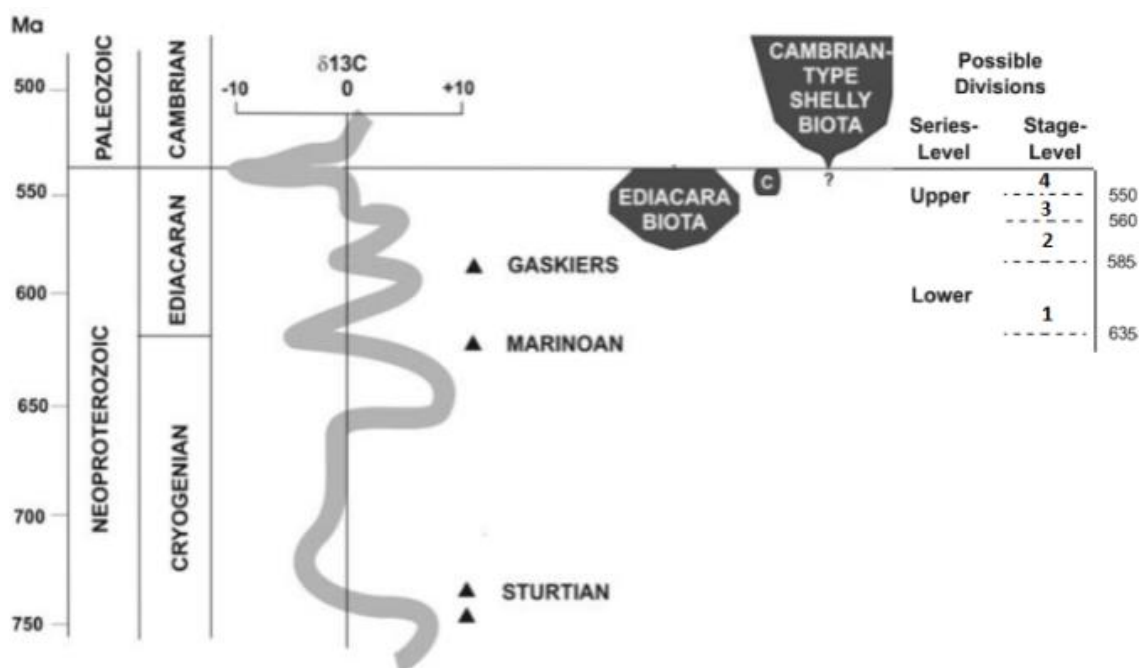
La ruptura de este supercontinente supondría un momento crítico en la evolución del planeta, que llevaría a grandes cambios en la hidrosfera, la atmósfera y la criosfera. Todo ello promovería, a su vez, profundos cambios en la biosfera que darían lugar a evidencias paleontológicas de la aparición de los primeros animales. Como ejemplo de estos abruptos cambios se pueden destacar tres grandes glaciaciones durante el Neoproterozoico, en base a los perfiles de isótopos de carbono. Éstas son la glaciación Sturtiana (725-710 Ma), la Marinoana (635-600 Ma) y la de Gaskiers (580 Ma) según Narbonne (2005).

Cada una de las glaciaciones está precedida por una excursión negativa acusada en los isótopos de carbono que genera un pico durante el periodo glacial, estos mínimos valores podrían ser causados por la pérdida o casi extinción de la vida marina (Ogg, Ogg y Gradstein, 2016).

Si la glaciación Sturtiana fue un solo episodio generando la condición de la Tierra como una “bola de nieve” o consistió en fluctuaciones glaciales es algo aún incierto, pero no parecen haber períodos interglaciales significativos (Ogg, Ogg y Gradstein, 2016).

La glaciación Marinoana, por su parte, duró dos millones de años sin fluctuaciones interglaciales, siendo la última de las glaciaciones globales masivas. El final de esta glaciación marca la base del sistema Ediacárico, los depósitos glaciales generarían unas estructuras denominadas “cap carbonates” por su término en inglés que hoy en día son globalmente utilizadas como marcadores lito- y quimio-estratigráficos para identificar el inicio de este período (Tewari, 2007; Gradstein, Ogg y Schmitz, 2012; Ogg, Ogg y Gradstein, 2016).

El final de la glaciación de Gaskiers, acompañado por una pequeña anomalía negativa en los isótopos de carbono, es candidato para ser la línea límite de separación entre series o niveles dentro del sistema Ediacárico. Concretamente, se han distinguido cuatro, el primero, se corresponde con la primera mitad del periodo, y los siguientes tres con la segunda mitad, siendo ésta tras dicho periodo glacial (Ogg, Ogg y Gradstein, 2016).



Marco estratigráfico de la biota de Ediacara en relación con los cambios globales durante el Neoproterozoico, los principales eventos evolutivos y los niveles en los que se ha subdividido el periodo Ediacárico. Las glaciaciones aparecen representadas con un triángulo y la letra “C” marca la posición de los metazoos ediacáricos calcificados (Adaptado y modificado de Narbonne, 2005 y Gradstein, Ogg y Schmitz, 2012).

2. Antecedentes

El nombre que define a este periodo geológico es relativamente moderno, pues diversos nombres habían sido propuestos en el siglo veinte, de manera local, para diversas rocas del precámbrico, como “Siniense” en Yangtze, China, “Véndico” en Rusia y los Urales, o “Marinoense” en Australia, pero estos no consideraban otras formaciones geológicas alrededor del mundo (Grabau, 1922; Mawson y Sprigg, 1950; Sokolov, 1952).

En primer lugar el término “Ediacárico” sería integrado como parte del “Véndico” y el término “Ediacareense” sería propuesto por Termier y Termier (1960) para el periodo que abarca desde la glaciación Marinoana hasta la base del Cámbrico (Cloud y Glaessner, 1982; Harland *et al.*, 1989). Éste fue usado de manera informal hasta que en marzo de 2004 la Unión Internacional de Ciencias Geológicas nombraría de manera oficial a este periodo como “Ediacárico”, siendo este uno de los sistemas geológicos más recientemente nombrados (Knoll *et al.*, 2006).

Los primeros fósiles pertenecientes a la asociación de este periodo fueron descubiertos en 1868 en Terranova, Canadá, por el geólogo A. Murray (Gehling *et al.*, 2000). Años más tarde Billings presentaría la primera descripción taxonómica de uno de los macrofósiles ediacáricos (*Aspidella terranovica*), además de señalar que estos fósiles estaban ubicados estratigráficamente por debajo de aquellos pertenecientes al Fanerozoico. Esto los colocaba en un tiempo en el que por aquel entonces se consideraba que el planeta no estaba habitado por ningún tipo de criatura (Billings, 1872).

A principios del siglo siguiente ya se habrían descrito fósiles similares en Namibia, África, y en Australia a pesar de haber sido incluidos como pertenecientes al Cámbrico, dada su complejidad anatómica (Narbonne, 2005). Este hecho refleja, como se ha observado posteriormente, la negación por parte de la comunidad científica a aceptar que la vida multicelular compleja y macroscópica pudo comenzar mucho antes de lo pensado.

En 1959 el paleontólogo M. Glaessner señalaría las similitudes entre los fósiles de Terranova, Namibia y Australia. Además, la descripción de Moseley y Ford (1985) del organismo inequívocamente precámbrico encontrado en el bosque de Charnwood (Inglaterra), denominado *Charnia masoni*, llevó a Glaessner a proponer el término global de “Fauna de Ediacara”, compuesta por fósiles parecidos a animales, grandes y de cuerpo blando que precederían a los del Cámbrico, concepto que queda recogido hasta la actualidad (Glaessner, 1959; Antcliffe y Brasier, 2008).

Todos estos primeros fósiles encontrados presentaban una preservación muy pobre aunque posteriormente fueron hallados fósiles similares que mostraban gran relieve y detalle en cuanto a su conservación (Misra, 1969). Desde entonces, los organismos ediacáricos han sido encontrados en todos los continentes restantes excepto en la Antártida (Anguita, 2002; Narbonne, 2005). De manera que, según la “Paleobiology Database”, existen un total de 1005 registros en la actualidad, en al menos 250 formaciones geológicas (Paleobiology Database, 2019).

3. Objetivos

El objetivo de este trabajo es realizar una revisión bibliográfica de los principales estudios que versan sobre la “Fauna de Ediacara”, entendiendo como tal aquella asociación de organismos fósiles correspondiente a la segunda mitad del periodo Ediacárico, y sus principales características, con la finalidad de evaluar y exponer el estado actual de los conocimientos sobre el tema.

4. Metodología

La revisión bibliográfica se basa en los artículos encontrados mediante búsqueda online, para ello se ha hecho uso de diferentes bases de datos como ScienceDirect, Scopus y PubMed. Diversos términos como “Ediacaran fauna”, “Characteristics”, “Morphology”, “Taxonomy”, “Extinction” o “Ediacaran-Cambrian transition” han sido empleados para la realización de cadenas de búsqueda. Además de los conectores lógicos “AND” si se quería que la cita contuviera ambos términos y “OR” si se quería que la cita contuviera uno o ambos términos. De esta manera se ha tratado de obtener la mayor cantidad de artículos académicos específicos para su posterior lectura y revisión.

Para la realización de un estudio bibliométrico, en estas mismas bases de datos se utilizó el término “Ediacaran fauna”. Las referencias obtenidas fueron exportadas al gestor bibliográfico Mendeley donde se ordenaron en base al año de publicación. Previamente aquellas que estaban duplicadas fueron eliminadas. Esta lista ordenada fue exportada a un archivo Excel para la generación de un gráfico que permitiera establecer conclusiones.

5. Plan de trabajo

Actividades	Duración (Meses y semanas)															
	Febrero				Marzo				Abril				Mayo			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
Búsqueda bibliográfica																
Selección bibliográfica																
Estructuración del texto																
Revisión y redacción																
Estudio bibliométrico																

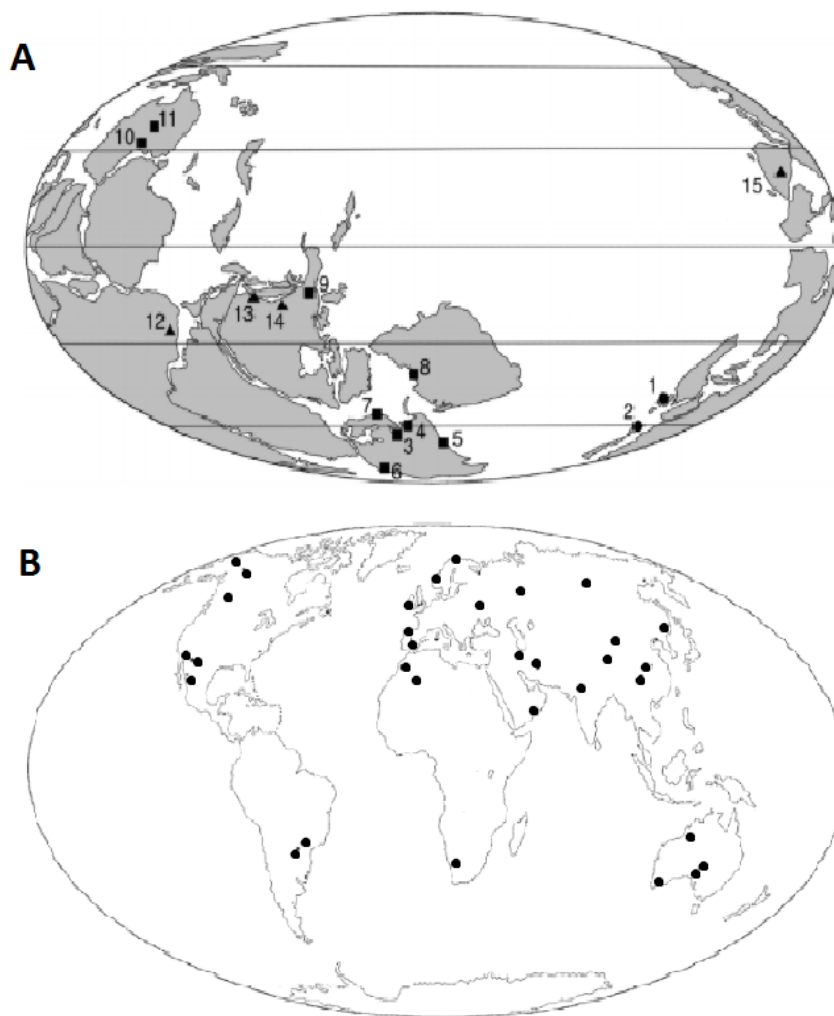
Cronograma de las actividades llevadas a cabo para la realización de la memoria del Trabajo de Fin de Grado.

6. Resultados

6.1 Distribución temporal y geográfica de la biota fósil

La biota fósil correspondiente a la segunda mitad del periodo Ediacárico, constituyente de la “Fauna de Ediacara” se encuentra distribuida en tres grandes asociaciones temporales. La asociación más antigua es la de Avalon, limitando con el final de la glaciación de Gaskiers, la asociación de White Sea es la siguiente y la asociación de Nama es la más joven y se sitúa cerca de la base del Cámbrico. Cada una de estas asociaciones muestra una tendencia hacia una mayor complejidad e innovación en la segmentación, movilidad o calcificación de los organismos, lo cual muestra un desarrollo en la evolución de estos con el paso del tiempo (Waggoner, 2003; Gradstein, Ogg y Schmitz, 2012).

La gran actividad tectónica durante este momento, diversos factores ambientales y el sucesivo desarrollo del planeta afectarían al patrón de distribución biogeográfico de los taxones de Ediacara convirtiéndolos en taxones de distribución global (Waggoner, 2003). Así, los fósiles correspondientes a estas tres asociaciones han sido reconocidos en muchas partes del mundo como en algunas de las formaciones geológicas más representativas del sur de Australia, Leicestershire (Inglaterra), Namibia y otras zonas del noroeste de África, diferentes puntos de Rusia como el Mar Blanco, los Urales y Siberia, Podolia (Ucrania), diferentes zonas del noreste de Canadá como Yukon o la Columbia Británica y otros puntos de Canadá como la isla de Terranova, así como otros muchos en India, Irán, Méjico, Noruega, Sud-América o España (McCall, 2006).



A. Representación paleogeográfica de los continentes durante el periodo Ediacárico donde se muestran algunos yacimientos geológicos en los cuales fósiles representantes de la biota ediacárica han sido encontrados. Con un círculo se representa la asociación de **Avalon** (1. Bosque de Charnwood, Inglaterra, 2. Península de Avalon, Terranova), con un cuadrado la asociación de “**White Sea**” (3. “Summer Coast”, Mar Blanco, 4. “Winter Coast”, Mar Blanco, 5. Montes Urales, 6. Podolia, Ucrania, 7. Finnmark, Noruega, 8. Olenëk Uplift, Siberia, 9. Montañas de Wernecke, Canadá, 10. Colinas de Ediacara, Australia, 11. Australia central) y con un triángulo la asociación de **Nama** (12. Namibia, 13. Desierto de Mojave, 14. Columbia Británica, 15. China) (Waggoner, 2003). **B.** Distribución geográfica actual de los yacimientos que comprenden fósiles de la biota ediacárica (Adaptado y modificado de McCall, 2006)

6.2 Morfología y taxonomía de los organismos

La biota del Ediacárico tardío representa una asociación de fósiles de más de 70 taxones compuesta por restos de cuerpos blandos, galerías, rastros, huellas y exoesqueletos mineralizados (Narbonne, 1998; Clapham y Narbonne, 2002; Clapham *et al.*, 2003).

Sus dimensiones van desde micrómetros a metros y presentan formas tanto simétricas como asimétricas. Dentro de las simétricas se pueden encontrar formas con

simetría fractal, radial (triradial, pentaradial u octo-radial) y bilateral. Además, se pueden observar con forma de discos, frondas, conos, esférulas, morfologías segmentadas, formas pectinadas, etc. (McMenamin, 1998; Dzik, 2003; Xiao y Laflamme, 2008).

Se puede realizar la siguiente clasificación de los organismos según su morfología, donde se distinguen cinco grupos principales: los Vendobiontes o Rangeomorfos, los Arboreomorfos o Frondomorfos, los Ernietomorfos, los Triradioalomorfos y los Bilaterales o Proarticulata. Además se han encontrado numerosos organismos con morfologías peculiares que aún permanecen sin clasificar, entre ellos los que presentan morfologías cónicas (Gradstein, Ogg y Schmitz, 2012; Liu, Kenchington y Mitchell, 2015; Sibaja, 2015).

6.2.1 Asociación de Avalon

Representantes de la asociación de Avalon (565-559 Ma) han sido encontrados en el noroeste de Canadá, en el bosque de Charnwood, Inglaterra, y en la península de Avalon, Terranova, la cual da nombre a la asociación, así como en Siberia (Waggoner, 2003; Gradstein, Ogg y Schmitz, 2012; Liu, Kenchington y Mitchell, 2015).

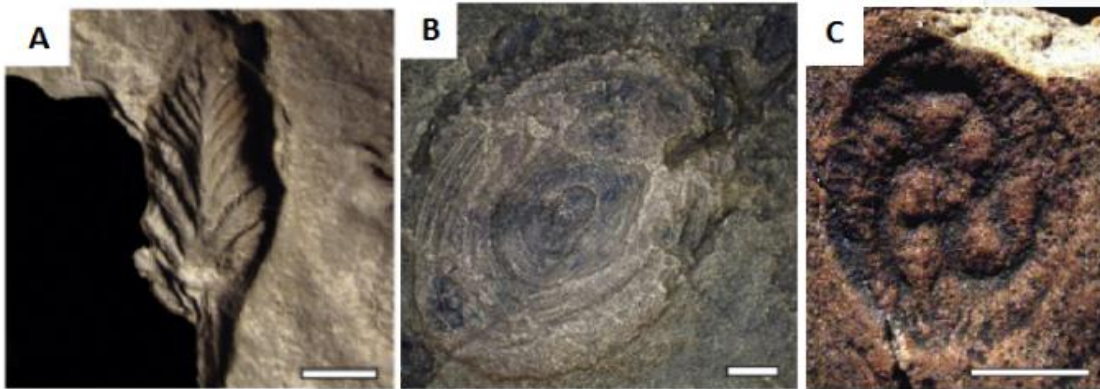
Hasta la fecha, 30 especies de macrofósiles pertenecientes a esta asociación han sido descritas, agrupadas en 23 géneros. La mayoría de los organismos que caracterizan esta asociación han sido incluidos en el grupo de los **Vendobiontes** o **Rangeomorfos**, en concreto, se pueden distinguir 12 géneros (Liu, Kenchington y Mitchell, 2015; Sibaja, 2015).

Estos son organismos sésiles y no esqueletizados. Presentan, al menos, siete planes corporales básicos: abiertos, pectinados, arbustivos, fusiformes, semiesféricos, petaloides y frondeletas. Además, están compuestos por elementos fractales modulares (Sibaja, 2015; Narbonne, 2005). Estos elementos presentan una estructura de cámara y un tamaño de la escala de centímetros y pueden llegar a construir organismos de la escala de metros, como los del género *Charnia*, *Bradgatia* o *Fractofusus* (Narbonne, 2004).

Aparecen también fósiles discoidales, clasificados por algunos autores como **Triradioalomorfos**, caracterizados por presentar tres planos de simetría o tres estructuras de brazo que presentan rotación generando una forma de espiral (Laflamme *et al.*, 2013), así como organismos arbustivos no rangeomorfos, denominados **Arboreomorfos** o **Frondomorfos** indistintamente (Liu, Kenchington y Mitchell, 2015). En general, las trazas fósiles u otros elementos que muestren evidencias de movilidad

no aparecen en esta asociación (Gradstein, Ogg y Schmitz, 2012).

El fósil de tipo Ediacara más antiguo de la asociación aparece tan sólo tres millones de años después de la glaciación de Gaskiers, dando lugar así a la biota de cuerpo blando característica de la segunda mitad de este periodo. Algunos de estos organismos, no obstante, permanecieron hasta el final de dicho periodo, conviviendo con biotas características de las siguientes asociaciones temporales (Gradstein, Ogg y Schmitz, 2012).



Fósiles de organismos representativos de la asociación de Avalon. **A.** Rangeomorfo arbustivo. **B y C.** Fósiles discoidales o Triradiolomorfos (Liu, Kenchington y Mitchell, 2015; Laflamme *et al.*, 2013).

6.2.2 Asociación de “White Sea”

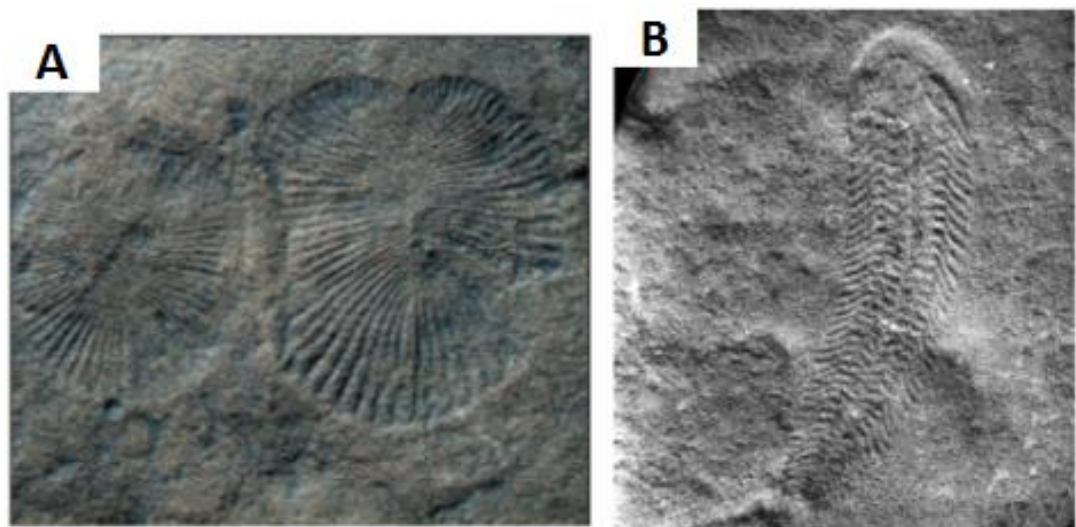
Representantes de la asociación de “White Sea” (555-550 Ma) han sido encontrados en diferentes lugares de Rusia, entre ellos en el Mar Blanco, que da nombre a la asociación, así como en los Montes Urales y en diversos lugares de Ucrania, Noruega, Siberia, Canadá y Australia (Waggoner, 2003).

Esta asociación presenta taxones rangeomorfos y fósiles discoidales, algunos de ellos vestigios de la anterior asociación, pero nuevas formas de fósiles segmentados y rastros de excavaciones o del deslizamiento de algunos organismos son las que caracterizan esta asociación (Narbonne, 2005; Gradstein, Ogg y Schmitz, 2012; Ogg, Ogg y Gradstein, 2016).

Algunos de los nuevos planes corporales desarrollados incluyen los **Ernietomorfos**, que constituyen organismos modulares formados por elementos tubulares ensamblados para dar lugar a estructuras en forma de frondas, saco o de canoa así como de tapetes planos sobre el bentos (Laflamme *et al.*, 2013). Además aparecen los primeros **Bilaterales** o **Proarticulata**, organismos con simetría bilateral y múltiples segmentos corporales, aplanados en sentido “dorso-ventral” y con una gran región frontal que ha sido considerada análoga a la región cefálica debido a la presencia de canales con una

presunta función sensorial (Sibaja, 2015). Algunos taxones que presentan estas morfologías segmentadas características son *Dickinsonia*, *Windermeria*, *Spriggina* y *Kimberella*. Estos fósiles segmentados han sido considerados un grupo troncal de los posteriores organismos bilaterales (Gradstein, Ogg y Schmitz, 2012).

Aparecen además los rastros más antiguos conocidos de excavaciones producidas por animales bilaterales, implicando la aparición del peristaltismo. Algunas de estas trazas fósiles seguirán apareciendo ya entrado el Fanerozoico (Gradstein, Ogg y Schmitz, 2012). En esta asociación, no obstante, no se puede observar la presencia de taxones esqueletizados (Narbonne, 2005).



Fósiles de organismos con simetría bilateral, característicos de la asociación de "White Sea". **A.** *Dickinsonia costata* (Narbonne, 1998). **B.** *Spriggina* (Waggoner, 2003).

6.2.3 Asociación de Nama

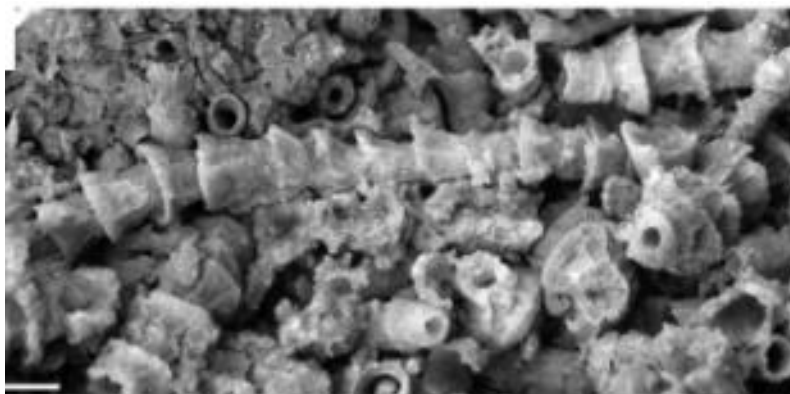
Representantes de la asociación de Nama (548-543 Ma) han sido encontrados en Namibia, América del Norte, Omán, el este de Siberia y el sur de China (Waggoner, 2003; Gradstein, Ogg y Schmitz, 2012)

En esta asociación se pueden encontrar taxones Rangeomorfos y Ernietomorfos, la mayor parte de ellos ya conocidos en las asociaciones anteriores, asimismo se observan rastros de excavaciones y deslizamientos de organismos bilaterales, además de primitivos metazoos calcificados (Narbonne, 2005; Gradstein, Ogg y Schmitz, 2012). Estos últimos son los que representan a la asociación más joven.

Algunos como los del género *Cloudina* muestran atisbos de un exoesqueleto primitivo. Otros, como los del género *Namacalathus* poseen una calcificación discontinua producida posiblemente por la presencia de espículas o gránulos. Los del

género *Namapoikia*, por otro lado, presentan un robusto esqueleto que ofrece un gran soporte. Estos tres géneros son señalados por su gran afinidad con los actuales cnidarios. Los organismos del género *Sinotubulites* presentan una estructura de tubos concéntricos, probablemente flexible, con paredes orgánicas y una mineralización limitada (Wood, 2011).

La aparición global de estos **fósiles calcificados**, representa un importante evento evolutivo. La mayoría de ellos junto con la biota de cuerpo blando se extinguirían al final del periodo ediacárico, inmediatamente antes de la explosión cámbrica de organismos provistos de caparazón (Gradstein, Ogg y Schmitz, 2012).



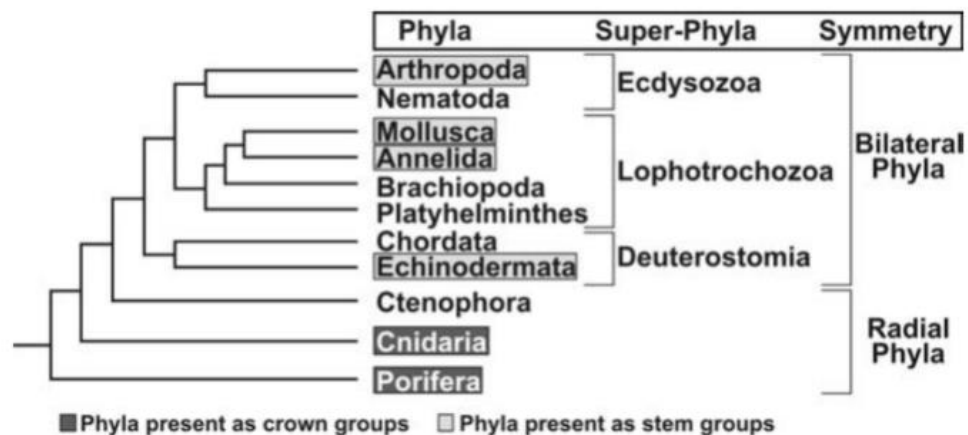
Fósiles calcificados de organismos del género *Cloudina*, característico de la asociación de Nama (Cortijo *et al.*, 2010).

6.2.4 Afinidades taxonómicas

Los primeros estudios sobre las afinidades de la biota ediacárica ya atribuían ciertas morfologías como las discoidales a una similitud con las “medusas” (Sprigg, 1947; 1949). Glaessner (1984) presentó algunos taxones ediacáricos como precursores de actuales filos que componen los animales marinos, por ejemplo, algunos organismos frondosos como los de los géneros *Charnia* y *Charniodiscus* fueron considerados cnidarios, algunas morfologías segmentadas como *Dickinsonia* o *Spriggina* se relacionaron con gusanos poliquetos, y otros fósiles segmentados más complejos se reconocieron como artrópodos primitivos. Pero esta visión como el inicio de la vida animal fue puesta en entredicho por Seilacher (1992), quien sugería que cualquier similitud con los filos actuales sería accidental y que la biota ediacárica debería constituir un taxón extinto, al que denominó Vendobionta, lo cual generó cierta controversia.

Tras ello, los organismos de esta biota se han reinterpretado como protistas, líquenes, organismos fotosintéticos extintos, colonias procarióticas y organismos relacionados con los hongos, entre otros, pero son los estudios de morfología

comparativa así como los de biología molecular los que presentan indicios clave para resolver la cuestión taxonómica. Más de medio siglo después de las primeras sugerencias de Sprigg y Glaessner parece certero que la biota ediacárica podría estar dominada por grupos precursores de los actuales organismos radiales. Además taxones de los tres superfila comprendiendo los organismos bilaterales actuales (Ecdysozoos, Lofotrocozoos y Deuterostomos) han sido también reconocidos entre los taxones de Ediacara. No obstante, hay otros, como los rangeomorfos, que no son sencillos de incluir en grupos animales existentes y podrían representar el filo extinto Vendobionta, quizá intermedio entre los filos Porifera y Cnidaria (Narbonne, 2005).



Cladograma filogenético de los actuales animales (Metazoa). Los filos representados por la biota ediacárica aparecen indicados de la siguiente manera: sombreado en color gris claro se muestran los ancestros carentes de uno o más caracteres diagnósticos del filo actual, con el término en inglés “Stem group”, y sombreado en color gris oscuro se muestran los ancestros exhibiendo todos los caracteres diagnósticos del filo actual, con el término en inglés “Crown group” (Narbonne, 2005)

6.3 Paleoeología ediacárica

La paleoecología agrupa el estudio de los organismos pasados, sus comunidades y ecosistemas, además de sus interacciones con el medio, por lo cual incorpora un amplio espectro de temas a tratar. En los últimos años se han discutido los modos de vida y formas de alimentación de los organismos ediacáricos, sus estrategias reproductivas, la composición y estructura de las comunidades, las posibles sucesiones ecológicas, la actividad icnológica y las relaciones potenciales entre la biota y las condiciones ambientales (Liu, Kenchington y Mitchell, 2015). Así, se pueden presentar diferentes características paleoecológicas de estos organismos al igual que las diferencias entre los organismos que representan cada una de las tres asociaciones temporales establecidas.

6.3.1 Modo de vida y formas de alimentación

La biota ediacárica se compone de comunidades bentónicas de organismos macroscópicos principalmente sésiles. La asociación de Avalon representa las comunidades más antiguas, presentes en ambientes de aguas profundas, sin embargo, la asociación de “White Sea” y la de Nama representan comunidades más jóvenes que habitaban ambientes marinos tanto profundos como someros (Narbonne, 1998; Gradstein, Ogg y Schmitz, 2012; Zakrevskaya, 2014). Además los endemismos no eran frecuentes y las especies se distribuían, en general, en grandes regiones (Sibaja, 2015). Estos organismos presentan diferentes grados de organización y por tanto diferentes estrategias de alimentación, las cuales han sido propuestas a partir de la información proporcionada por la morfología de los cuerpos y por la interpretación de las trazas fósiles (Zakrevskaya, 2014; Liu, Kenchington y Mitchell, 2015).

La ausencia de evidencias morfológicas en cuanto a estructuras filtradoras o poros, posiciona la **osmotrofia**, es decir, la absorción de carbono orgánico disuelto (Dissolved organic Carbon en inglés, abreviado **DOC**) a través de la membrana, como el principal mecanismo de nutrición de los rangeomorfos característicos de la asociación de Avalon. Esta hipótesis es consistente con el alto ratio superficie-volumen de muchos de los taxones (Liu, Kenchington y Mitchell, 2015). Además su pertenencia a ambientes afóticos ha permitido descartar la fotoautotrofia como posible estrategia de alimentación (Narbonne, 2005).

Se sugiere que algunas morfologías frondosas como las del género *Charniodiscus* permitían el flujo de agua alrededor del organismo, debido a la asimetría de la fronda con respecto al tallo, favoreciendo así la eficiencia de la osmotrofia. Sin embargo, algunos autores señalan que esta actividad podría reflejar de igual modo una adaptación para eliminar productos de deshecho o estar relacionada con una función respiratoria (Liu, Kenchington y Mitchell, 2015).

En cuanto a los organismos de la asociación de White Sea, se encuentran estilos de vida sésiles que presentan la absorción o la **filtración** como estrategias de alimentación. Algunos podrían estar relacionados con el filo porífera. Pero también se han propuesto estrategias de alimentación activa a través de las estructuras de fijación, mediante el uso de estas para la extracción de nutrientes del sustrato (Zakrevskaya, 2014). Por otro lado, las trazas fósiles permiten sugerir la existencia de organismos móviles, como *Dickinsonia* o *Kimberella*. Estos organismos han dejado rastros de su actividad utilizados para vislumbrar sus estrategias alimentarias, siendo clasificados como los primeros posibles **pacedores** (Liu, Kenchington y Mitchell, 2015; Sibaja, 2015).

En concreto, los *Kimberella*, utilizaban una digestión mecánica, con estructuras que se asemejan a “dientes”, para la destrucción de las primeras capas del tapete microbiano del fondo oceánico. Esto ha llevado a la consideración de *Kimberella* como un grupo troncal de los actuales moluscos, a pesar de que la presencia de una rádula no ha sido demostrada. Algunos autores proponen la presencia de una probóscide retraible (Fedonkin, Simonetta e Ivantsov, 2007; Liu, Kenchington y Mitchell, 2015).

Los metazoos esqueletizados de la asociación de Nama son mayoritariamente interpretados como organismos sésiles con alimentación suspensívora. Algunos géneros como *Cloudina*, *Namacalathus* y *Namapoikia* muestran cierta preferencia a estar asociados a sustratos microbianos como montículos de trombolitos. Pero también se encuentran organismos bentónicos no fijados al sustrato como los del género *Sinotubulites* (Wood, 2011).

Existe un buen número de taxones sin resolver o cuyas estrategias de alimentación no han sido discutidas en gran detalle, ya que en la actualidad no se conocen evidencias icnológicas que permitan establecer el comportamiento que presentaban los organismos sésiles. A pesar de ello la comunidad científica especula sobre los posibles métodos de alimentación en base a la interpretación taxonómica de algunos organismos. Por ejemplo, la posible pertenencia de algunos géneros al filo porífera, implica una alimentación principalmente por filtración o la interpretación de otros como cnidarios, implicaría la presencia de **depredadores macroscópicos**. Estas estrategias serían de gran importancia ecológica y evolutiva (Liu, Kenchington y Mitchell, 2015).

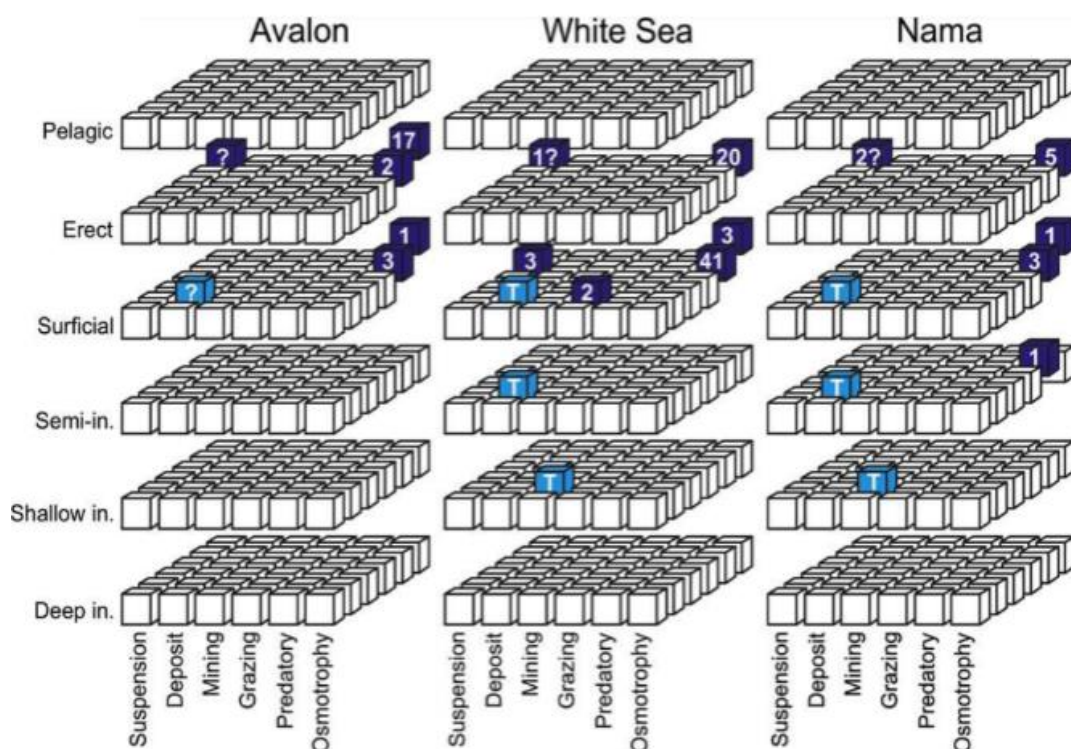


Gráfico de cubos que representa el espacio ecológico ocupado según el estilo de vida y las estrategias de alimentación de los organismos en las tres asociaciones temporales. El eje vertical (Y) representa la estratificación vertical en la columna de agua y en el sedimento. El eje horizontal (X) representa las principales estrategias de alimentación. El eje Z representa el rango de movilidad. Los cuadrados coloreados representan los nichos ocupados, aquellos en color azul oscuro hacen referencia a organismos (los números representan la diversidad de especies) mientras que los de color azul claro hacen referencia a trazas fósiles (Adaptado y modificado de Laflamme *et al.*, 2013).

6.3.2 Crecimiento, ontogenia y estrategias reproductivas

La incertidumbre que ha rodeado las afinidades filogenéticas de los organismos ediacáricos así como la falta de conservación de estructuras reproductivas ha llevado a que tanto las estrategias reproductivas como la ontogenia temprana de estos organismos sean pobremente comprendidas. La mayoría de los estudios en cuanto al desarrollo y reproducción han puesto su foco de atención en los organismos rangeomorfos. De estos, los especímenes juveniles son relativamente raros, pero cuando son encontrados presentan una morfología idéntica a los organismos adultos pero con un tamaño de apenas unos pocos milímetros, es decir, mucho menor. Debido a ello, ha sido propuesta la **reproducción vegetativa** a través de la producción de yemas por los organismos maduros (Liu, Kenchington y Mitchell, 2015).

No obstante, algunos estudios demostraron que ciertas poblaciones de algunas especies (*Pectinifrons*, *Fractofusus*, *Thectardis* y *Beothukis*) presentaban organismos de una amplia variación de tamaños, es decir, de múltiples cohortes, implicando una

reproducción sexual y continua. Además se cree que la reproducción en las comunidades de ambientes someros, sería estimulada por cambios estacionales como la temperatura del agua o la incidencia de la luz solar, mientras que en las comunidades de ambientes profundos las condiciones serían más homogéneas y la reproducción se daría de manera no estacional. La distribución global de este grupo ha sido interpretada como una evidencia potencial de que el estadio juvenil presentara un modo de vida pelágico y así se diera la colonización de nuevos lugares (Zakrevskaya, 2014; Liu, Kenchington y Mitchell, 2015).

No obstante, estos estudios asumen que el tamaño de los organismos puede ser confiablemente relacionado con la edad de los organismos. A pesar de que el tamaño suele ser un indicador de la edad en la mayoría de organismos marinos es importante remarcar la necesidad de probarlo en los organismos ediacáricos, pues algunos organismos extintos han demostrado alterar su forma y tamaño cuando el alimento es limitado o están sujetos a estrés ambiental, presentando explicaciones alternativas para la variación de tamaño (Liu, Kenchington y Mitchell, 2015).

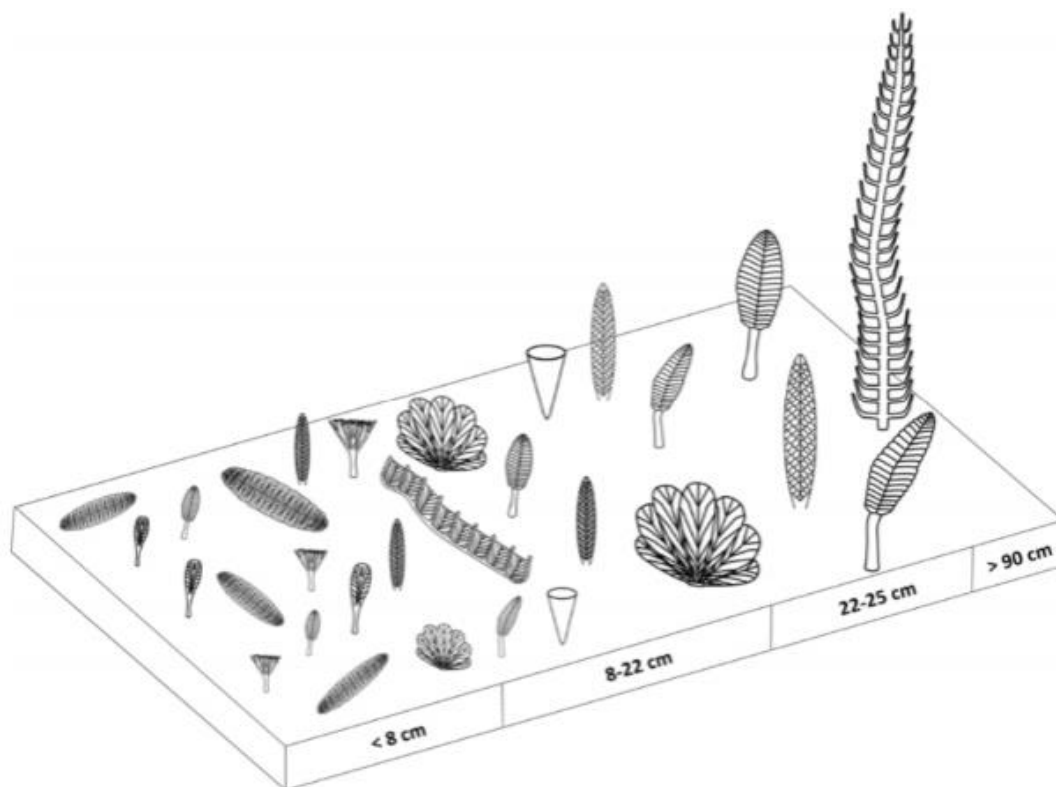
En cuanto al crecimiento de los organismos, diversos estudios muestran que organismos de los géneros *Charnia* y *Fractofusus* crecerían mediante la adición e inflamamiento de ramas distales a las ramas primarias. Otros, como los del género *Bradgatia* muestran cambios en su morfología con el crecimiento, progresando desde una forma elongada a una redondeada en la madurez. Algunos autores proponen una explicación alternativa, siendo esta que ciertos juveniles presentan formas elongadas debido a deformaciones sufridas antes del enterramiento (Liu, Kenchington y Mitchell, 2015).

6.3.3 Composición y estructura de las comunidades

La comunidad científica ha realizado esfuerzos considerables para entender el comportamiento de las comunidades ediacáricas para finalmente señalar que éstas exhiben niveles de complejidad similares a los de las comunidades bentónicas actuales, en términos de riqueza de especies, valores de diversidad y patrones espaciales (Liu, Kenchington y Mitchell, 2015).

Así pues se observan diferentes comunidades, variando entre aquellas pobres en organismos frondosos, típicamente dominadas por especies reclinadas en el fondo marino, y comunidades ricas en organismos frondosos, que están dominadas por especies de rangeomorfos y arboreomorfos, erguidas verticalmente. Las primeras son interpretadas como los estadios iniciales de la sucesión ecológica, mientras que las segundas representan las asociaciones clímax (Liu, Kenchington y Mitchell, 2015).

Estas comunidades clímax presentaban una estructura de **estratificación vertical**, ocupando cada uno de los taxones diferentes niveles del espacio en la columna de agua, debido a la presencia de diferentes longitudes en los tallos (Liu, Kenchington y Mitchell, 2015). Dicha estratificación se daba en cuatro niveles, en el primero de ellos se encontrarían los organismos rangeomorfos alargados que yacen horizontalmente en el sustrato, en el segundo, los rangeomorfos pectinados, organismos con forma de “plumero” y las formas cónicas, en el tercer nivel, aparecen organismos petaloides y con forma de fronda, y en el cuarto las formas más verticales como las de “árbol de navidad” (Sibaja, 2015).



Representación de la estratificación vertical de las comunidades bentónicas del periodo Ediacárico (Sibaja, 2015).

En comparación, las evidencias de competición por el espacio de manera horizontal son limitadas, habiendo algunos pocos géneros que muestran dicha segregación espacial (Liu, Kenchington y Mitchell, 2015).

6.4 Tafonomía

La tafonomía es la disciplina paleontológica que se ocupa de estudiar los procesos de fosilización y la formación de los yacimientos de fósiles (Fernández-López, 2000). Este proceso de fosilización presenta tres etapas: Necrosis, Bioestratinomía y

Fosildiagénesis. La Necrosis comprende los cambios del organismo con su muerte o inmediatamente después. La Bioestratinomía comprende el curso de eventos desde la muerte hasta el enterramiento del organismo por los sedimentos, lo cual puede variar de unos pocos minutos a varios años, siendo importante mencionar que para una preservación ideal de los tejidos blandos el tiempo entre la muerte del organismo y su aislamiento del oxígeno y los posibles descomponedores debe ser breve. El proceso de Fosildiagénesis empieza tras el enterramiento, y comprende la conversión de los sedimentos a rocas, además de la posible destrucción de algunas moléculas orgánicas en su transcurso (Selden y Nudds, 2012). Durante este último proceso, la cementación puede darse antes de la descomposición del organismo o después. (Narbonne, 1998).

Resulta llamativo que los organismos ediacáricos se encuentren bien preservados y presenten una distribución global, sobre todo teniendo en cuenta que esta asociación está representada en su mayoría por cuerpos blandos. En muchos casos se trata de impresiones que muestran sus características morfológicas con gran detalle (Narbonne, 2005; Zakrevskaya, 2014). Esto ha sido posible gracias a que las impresiones de los restos fueron producto de enterramientos rápidos. Así pues, estos fósiles han sido preservados mayoritariamente por la formación de capas de sedimentación rápida tras eventos como la deposición instantánea de turbiditas (originadas por corrientes de turbidez), el depósito de grandes cantidades de cenizas volcánicas o flujos de derrubios catastróficos, de modo que los organismos quedaban sepultados y los sedimentos actuaban como un molde externo de la superficie de los cuerpos (Narbonne, 1998).

Asimismo el tapete microbiano que comprendía su hábitat y a veces fuente de alimentación jugaría un papel crítico en la tafonomía de estos organismos. Tras el enterramiento, el sellamiento de los materiales sedimentados por el subsecuente crecimiento del tapete, supondría una gran ayuda para la conservación de los tejidos blandos (Liu, Kenchington y Mitchell, 2015). Otra de las grandes implicaciones de este característico sustrato sería la preservación de las trazas fósiles, aunque estas son menos abundantes, debido a que es necesaria una fuerte influencia mecánica que desempeñe una destrucción parcial del tapete para que la traza pueda ser conservada en un futuro (Zakrevskaya, 2014).

6.4.1 Estilos tafonómicos

La asociación de fósiles de Ediacara exhibe una amplia variedad de estilos tafonómicos que permiten visualizar distintas perspectivas de las comunidades biológicas. Estos fósiles han sido preservados en moldes siliciclásticos, como compresiones carbonosas en roca de tipo lutita, como reemplazamientos de pirita o vía

fosfatización (Liu, Kenchington y Mitchell, 2015). En general, carecen de carbonización o biomineralización excepto tratándose de la asociación de Nama, en la cual todas las localizaciones incluyen fósiles mineralizados encontrados en carbonatos (Waggoner, 2003; Narbonne, 2005).

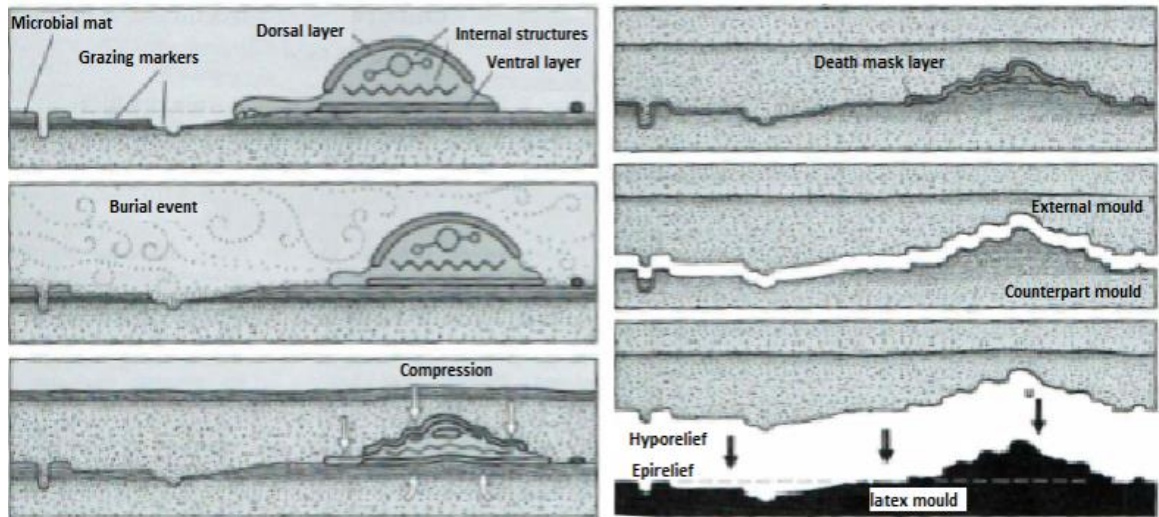
Se pueden diferenciar algunos estilos tafonómicos distintos haciendo una simplificación, ya que estos procesos pueden variar según las condiciones ambientales, las poblaciones microbianas existentes, las condiciones geoquímicas y algunos otros factores (MacGabhann, 2013). Estos estilos de conservación serían los siguientes:

- “Gravity Cast”

Este estilo de conservación muestra como el sedimento sobre el que se encontraría el organismo forma el molde de la superficie inferior de este. Tras el enterramiento, el lecho se hundiría por la fuerza de la gravedad y formaría de esta manera el fósil. De tal manera que las impresiones del organismo quedan marcadas en el molde formado, obteniéndose el hipo-relieve en el lecho superior y el epi-relieve en el lecho inferior (MacGabhann, 2013)

- “Death Mask”

En este caso el molde es formado por el sedimento que produce el enterramiento, este sedimento es litificado manteniendo su forma mientras que el sedimento subyacente al organismo se mantiene móvil y rellena el molde. Los microorganismos aerobios utilizarían el oxígeno disponible dentro de la carcasa generada por los sedimentos, se producirían mono-sulfuros de hierro y otros precursores de pirita que permitirían la formación de una especie de máscara mineralizada, produciendo así el fósil. De esta manera se obtienen de igual modo tanto epi-relieves en el lecho inferior como hipo-relieves en el lecho superior (Zakrevskaya, 2014; MacGabhann, 2013).



Reconstrucción de los pasos en el proceso de fosilización de *Kimberella* mostrando la morfología final del fósil (adaptado de Trusler, Stilwell y Vickers-Rich, 2007).

- “Conception”

Este estilo tafonómico permite encontrar tanto hipo-relieves como epi-relieves, es decir impresiones en los lechos que formarían el molde, así como la estructura que daría relleno al mismo. En este caso el molde vendría dado por la acumulación de cenizas volcánicas que instantáneamente cubrirían los organismos, moldeando así sus superficies. Algunos autores han utilizado el término “Pompeya ediacárica” para realizar un símil, hablando de este tipo de conservación (Narbonne, 2005; MacGabhan, 2013) aludiendo a que serían comparables a la preservación de los restos de la erupción histórica.

- “Fermeuse”

Se cree que en estos casos el tapete microbiano estaría menos desarrollado y no sería favorecida la rápida mineralización del lecho que cubriría los organismos, de tal manera, que sólo los rastros de excavaciones y las estructuras de soporte, parcialmente enterradas en el substrato, serían conservadas (Narbonne, 2005).

- Tipo Nama

Los fósiles son preservados como impresiones en los moldes y como estructuras tridimensionales, entre lechos de turbidita. La orientación uniforme de las colonias fosilizadas implica que los organismos vivirían sobre el sedimento y los sedimentos serían depositados por una corriente. Además no hay evidencias de un tapete microbiano que aisle el fósil, significando esto una degradación parcial del exterior de los organismos. Como consecuencia de esto último la forma conservada presenta

ciertas diferencias con la que presentaría el organismo vivo (Narbonne, 2005).

6.5 Extinción Ediacárica y explosión Cámbrica

La transición Ediacárico-Cámbrico significó un cambio drástico en cuanto a la biodiversidad y a la estructura de los ecosistemas. Marcó una verdadera revolución geobiológica, incluyendo la primera crisis de la vida macroscópica eucariota así como su evolución y diversificación más espectacular. La biota ediacárica compuesta por algunos antecesores de los metazoos, además de algunos clados eucariotas extintos, desapareció y fue reemplazada por los grupos de metazoos del Cámbrico, más conocidos actualmente, de manera que en las asociaciones del Cámbrico las morfologías ediacáricas fueron prácticamente inexistentes (Laflamme *et al.*, 2013; Darroch *et al.*, 2018). Tres hipótesis han sido propuestas para explicar este dramático cambio:

- Extinción masiva

En este escenario, la diversificación biológica en el Cámbrico representa una explosiva radiación adaptativa con uso de todo el espacio ecológico disponible tras el inmediato resultado de una extinción masiva de la mayor parte de las morfologías ediacáricas debido al estrés ambiental que podría haber sido producido por perturbaciones globales en los ciclos biogeoquímicos. Estas perturbaciones han sido propuestas en base a las excursiones negativas de carbono que han vislumbrado algunos estudios geoquímicos, pero con anterioridad al límite Ediacárico-Cámbrico se han demostrado al menos tres excursiones negativas adicionales, lo cual sugiere que la biota ediacárica persistió a través de un periodo de fluctuaciones de gran magnitud en cuanto al ciclo del carbono y los valores químicos oceánicos con ningún efecto aparente en la diversidad, de tal manera que hay un apoyo escaso a la relación causa efecto entre la gran excursión negativa a la base del periodo Cámbrico y una crisis biótica, ya que actualmente no hay evidencia geoquímica de una perturbación ambiental puntual coincidente con la desaparición de estos organismos. Los datos actuales sugieren una extinción gradual de la fauna, con algunos de los taxones, como los Erinetomorfos, desapareciendo cerca del periodo de transición, otros mucho antes y otros en cambio, como los poríferos, sobrevivirían hasta al menos los primeros niveles del Cámbrico (Laflamme *et al.*, 2013).

- Fenómeno “Cheshire Cat”

Esta hipótesis presenta la desaparición gradual de los organismos ediacáricos del registro fósil como resultado de la desaparición de los característicos asentamientos que

favorecieron su preservación, los tapetes microbianos que predominaban durante dicho periodo. El cambio gradual en el carácter de los sustratos marinos durante este intervalo de tiempo parece estar directamente relacionado con el final de una ventana tafonómica que ofrecía una preservación única de los organismos de cuerpo blando. De esta manera se cree que la desaparición del registro fósil no implicaría necesariamente su extinción y que dichos organismos podrían haber existido durante los primeros niveles del Cámbrico (Laflamme *et al.*, 2013).

- Reemplazamiento biótico

Este modelo sugiere el reemplazamiento biótico de las formas ediacáricas por los organismos del cámbrico y puede haber sido mediado por dos causas distintas, la interacción biológica directa que supondría la depredación y la interacción indirecta y compleja que supondría el cambio mediado por los organismos ingenieros del ecosistema. Estas no son mutuamente exclusivas, de hecho, probablemente ocurrirían de manera simultánea (Laflamme *et al.*, 2013)

Los ecosistemas durante el ediacárico eran muy estables hasta la aparición de la depredación. En el ediacárico tardío se observa un rápido decrecimiento en diversidad y abundancia concurrente con el incremento de las trazas fósiles indicadoras de nuevos métodos de alimentación y con la aparición de metazoos esqueletizados. Es por ello que se plantea la desaparición de la biota ediacárica como consecuencia de la depredación llevada a cabo por estos últimos organismos. Sin embargo no es hasta el inicio del Cámbrico cuando la depredación es realmente extendida entre los métodos de alimentación. Durante la transición, la osmotrofia como estrategia se vería disminuida, y la expansión de los metazoos a nuevos espacios ecológicos como la zona pelágica o el subsuelo supondría la búsqueda de nuevas fuentes de alimentación. Todo ello supondría una estratificación más compleja de las comunidades que parece haber tenido un profundo efecto en el funcionamiento de los ecosistemas en general, sin embargo hoy en día no hay evidencias anteriores al Cámbrico de una tendencia evolutiva mediada por la depredación (Laflamme *et al.*, 2013).

De esta manera se sugiere que los organismos ediacáricos serían progresivamente reemplazados por nuevos taxones, particularmente pertenecientes a los de simetría bilateral, debido a sus mejores adaptaciones para proveerse de nutrientes, así como de su habilidad para moldear y alterar el ambiente, transformándolo en uno menos adecuado para los taxones ediacáricos. El funcionamiento de la biota ediacárica se vería afectado por los cambios en los hábitats, resultando catastrófico para las comunidades (Laflamme *et al.*, 2013).

6.6 Estudio bibliométrico

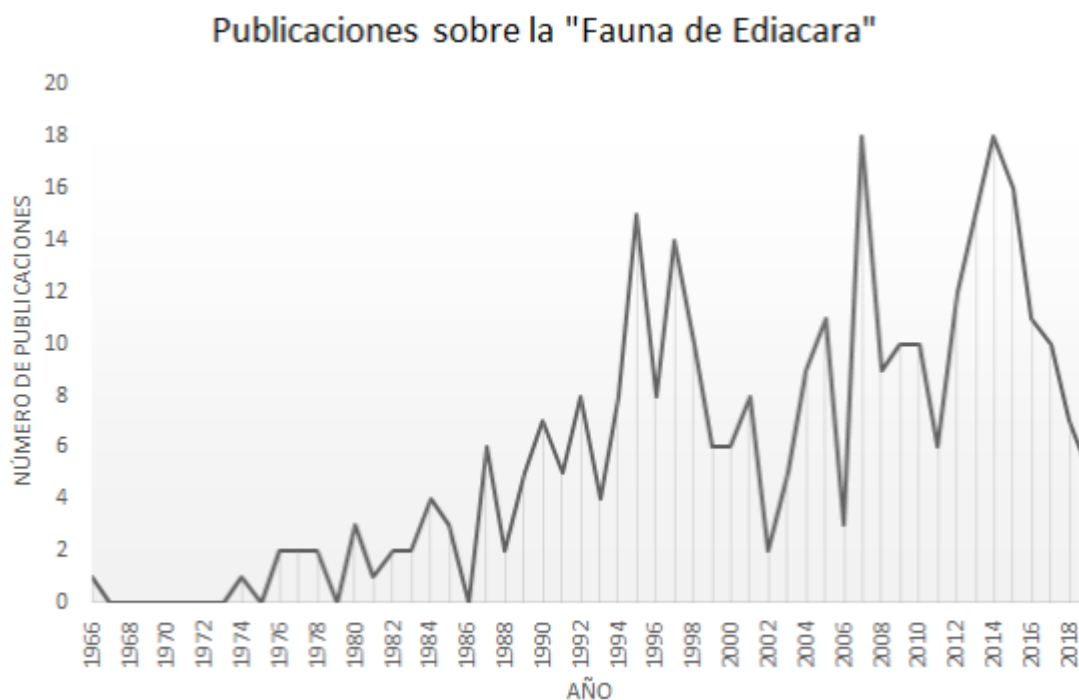


Gráfico que muestra el número de publicaciones por año sobre la "Fauna de Ediacara" comprendiendo desde el año 1966 hasta el 2019.

A pesar de existir publicaciones anteriores, señaladas previamente en el apartado de "Antecedentes", el estudio bibliométrico se ha realizado a partir del año 1960, debido a que estas eran escasas y puntuales.

En 1966 aparece uno de los primeros artículos sobre el tema, en el que Cloud y Nelson señalan como uno de los organismos distintivos de la biota ediacárica, *Pteridium*, pertenecería probablemente al Cámbrico inferior. A pesar de ello, durante los años 60 y 70, la "Fauna de Ediacara" no parece haber estado en el punto de mira de los investigadores, por lo que se puede observar un número bajo de publicaciones que hacen alusión a ésta, entre las cuales se habla más bien sobre la formación de los tapetes microbianos y su conservación como parte de los estromatolitos (Awramik, Margulis y Barghoorn, 1976).

En la década de los 80 ya existen publicaciones sobre la presencia de cuerpos fosilizados así como de trazas fósiles (Eriksson y MacGregor, 1981), los metazoos calcificados y los mecanismos de esqueletización (Lowenstam y Margulis, 1980), la bioestratigrafía de la segunda mitad del periodo Ediacárico (Trompette, 1982) y la distribución geográfica de algunos taxones (McMenamin, 1982). Por otro lado, diversos

fósiles encontrados se empiezan a asociar con morfologías medusoides (Hofmann, Fritz, y Narbonne, 1983). Además, aceptando la pertenencia de esta biota al Ediacárico, empiezan a establecerse diferencias entre estos fósiles y los pertenecientes al Cámbrico (Gould, 1984).

Es a partir del inicio de los años 90, con las afirmaciones controvertidas del Dr. Seilacher sobre la independencia que presentaría la biota ediacárica con respecto a los metazoos (Seilacher, 1992), cuando el número de publicaciones empieza a aumentar, mostrando una tendencia creciente. De aquí en adelante, abundan los estudios sobre la morfología y la diversidad de esta biota, así como aquellos que buscan afinidades taxonómicas de estos organismos con los organismos posteriores, estableciendo en la biota ediacárica el origen de los animales modernos (Chakrabarti, 1990; Conway, 1990; Bekker, 1992; Cruse y Harris, 1994; Bertrand-Sarfati *et al.*, 1995; Brain, 1997, entre otros).

A partir del año 2000 y hasta la actualidad se encuentran numerosas publicaciones que versan sobre muy diversos aspectos como la diferenciación de las tres asociaciones temporales mencionadas, las morfologías y afinidades taxonómicas de un buen número de organismos encontrados en diferentes yacimientos, la paleoecología de este periodo y la relación entre la biosfera y los cambios atmosféricos o los ciclos biogeoquímicos durante este periodo (Burgess, 2005; De, 2006; Meert y Lieberman, 2008; Freeman, 2009; Lan y Chen, 2012; Wang *et al.*, 2012; Young, 2015). Los artículos más recientes hacen hincapié en los importantes cambios en la atmósfera, la biosfera y el desarrollo de los continentes, las variaciones isotópicas y la estratificación química de los fondos marinos durante la transición Ediacárico-Cámbrico (Chang *et al.*, 2018; Dong *et al.*, 2019).

7. Discusión

A la vista de los resultados se puede observar que hay un profundo estudio llevado a cabo por la comunidad científica acerca de la “Fauna de Ediacara” y de sus principales características, pero cabe mencionar que a pesar de la existencia de un buen número de referencias que hacen alusión al tema de estudio en general, diversos aspectos permanecen aún por resolver.

El marco de diversidad morfológica que presentan los diferentes grupos de organismos que comprenden esta biota parece haber sido uno de los principales focos de atención dando lugar a un panorama alentador en cuanto al entendimiento del mismo.

La cuestión filogenética, a su vez, ha sido uno de los temas más controvertidos. En la actualidad, dicha controversia sobre la pertenencia o no al grupo de los metazoos

parece estar resuelta. Entre los taxones de Ediacara es posible que se encuentren antecesores de diversos filos de los Metazoa, así como otros grupos que no presentan relación con ninguno de los actuales filos. El ejemplo más claro entre estos últimos es el caso de los Rangeomorfos o Vendobiontes. Estos organismos representaron los primeros estadios de la evolución macroscópica durante la segunda mitad del periodo Ediacárico, quizá porque su estructura fractal modular requería menor complejidad genética que los filos más evolucionados, relacionados con los animales.

Además, la paleoecología de este periodo se ha tratado de comprender mediante el estudio de diferentes aspectos de la vida de estos organismos en las comunidades marinas. Entre ellos, el modo de alimentación, las estrategias reproductivas y la estructura de la comunidad son los más discutidos en este trabajo.

A grandes rasgos, las principales estrategias alimentarias y modos de vida (sésil, móvil, superficial, enterrados...) son conocidos por los investigadores, sin embargo, estas han sido vislumbradas en gran medida por la interpretación de las trazas fósiles. Esto genera un vacío de información en cuanto a los comportamientos icnológicos de los organismos que no dejarían rastros fósiles, como es el caso de todos aquellos de vida sésil. Las estrategias reproductivas de la mayoría de los grupos presentan un estudio limitado y son escasamente comprendidas. Aquellas utilizadas por los Rangeomorfos parecen ser las más contempladas, aunque, a pesar de ello, existen discordancias y no pueden establecerse conclusiones concisas, por lo que futuros estudios en este campo serían necesarios para esclarecer el escenario. En cuanto a la estructura de las comunidades parece haber un consenso en que presentarían una complejidad similar a las comunidades bentónicas modernas y los organismos estarían dispuestos en una estratificación vertical en la columna de agua.

No obstante, y a pesar de los hallazgos, se podría decir que tratar de reconstruir los ecosistemas antiguos es una tarea compleja, ya que el registro fósil es incompleto y representa solo un pequeño porcentaje de los organismos que vivieron en su día. Afortunadamente, el potencial de preservación de los organismos de estudio sería elevado y estaría favorecido, además, por su tipo de hábitat, donde de manera frecuente ocurrían procesos rápidos de deposición sedimentaria. Así pues, algunas de estas comunidades quedaban enterradas en los sedimentos en rápidos eventos. Los tapetes microbianos que formarían el sustrato también jugarían un papel importante en el proceso de conservación, de manera que actualmente se han diferenciado cinco estilos tafonómicos distintos en los fósiles de Ediacara.

Por último, la extinción de estas formas de vida parece haber sido fruto de un complejo proceso o de la suma de muchos. La hipótesis más aceptada es la de un progresivo reemplazamiento biótico conforme a un desarrollo en la estructura y el

funcionamiento de los ecosistemas. Sin embargo la posibilidad de una extinción global abrupta o de la desaparición de los organismos del registro fósil (y no necesariamente su extinción) debido a cambios en las condiciones que favorecieron su preservación, son razonamientos que no están completamente descartados.

8. Conclusiones

- El concepto de “Fauna de Ediacara” se corresponde con la asociación de organismos fósiles, macroscópicos y complejos de la segunda mitad del periodo Ediacárico, comprendida desde el final de la glaciación de Gaskiers hasta el límite Ediacárico-Cámbrico (565-543 Ma).
- Esta biota está distribuida temporalmente en tres asociaciones (Avalon, “White Sea” y Nama) cada una de las cuales presenta organismos con mayor complejidad en la segmentación, movilidad y calcificación de los cuerpos.
- Se pueden distinguir cinco grupos principales según su morfología y estos son: los Vendobiontes o Rangeomorfos, los Arboreomorfos o Frondomorfos, los Ernietomorfos, los Triradioalomorfos y los Bilaterales o Proarticulata.
- Entre los taxones de Ediacara se encuentran antecesores de los Metazoa, así como otros grupos que no presentan relación con ninguno de los actuales filos.
- Los ecosistemas ediacáricos fueron similares a los ecosistemas bentónicos suspensívoros modernos, tanto en complejidad como en estructura.
- Los organismos de Ediacara se alimentaban principalmente por osmotrofia o filtración, aunque, también aparecen estrategias alimentarias más evolucionadas, como es el caso de algunos organismos del grupo Proarticulata que utilizaron el pastoreo como principal estrategia.
- La existencia de unas condiciones de conservación únicas ha permitido la apertura de una ventana tafonómica que ha dado lugar a la aparición de fósiles de estos organismos (mayoritariamente de cuerpo blando) de manera abundante y global.
- Se pueden distinguir cinco estilos tafonómicos distintos entre los fósiles de Ediacara, que son conocidos como: “Gravity cast”, “Death mask”, “Conception”, “Fermeuse” y tipo Nama.
- En relación a la extinción de la Fauna de Ediacara, la hipótesis más aceptada defiende que la biota ediacárica fue probablemente reemplazada de manera progresiva por los grupos de metazoos del Cámbrico como consecuencia de un desarrollo en la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas.

8. Conclusions

- The "Ediacaran fauna" concept matches with the association of macroscopic and complex fossil organisms of the upper half Ediacaran period, placed between the end of the Gaskiers glaciation and the Ediacaran-Cambrian boundary (565-543 Ma).
- This biota is distributed, according to time, in three associations (Avalon, "White Sea" and Nama) each of which presents organisms with greater complexity in the segmentation, mobility and calcification of the bodies.
- Five main groups can be distinguished according to their morphology and these are: the Vendobionts or Rangeomorphs, the Arboreomorphs or Frondomorphs, the Erinetomorphs, the Triradioalomorphs and the Bilaterians or Proarticulata.
- Among the taxa of Ediacara there are the ancestors of the Metazoa, as well as other groups that are not related to any of the current phyla.
- Ediacaran ecosystems were similar to modern suspension-feeder benthic ecosystems, both in complexity and in structure.
- Ediacaran organisms fed mainly by osmotrophy or filtration, although, more evolved strategies also appear, like some organisms of the Proarticulata group which show grazing as their main strategy.
- The existence of unique conservation conditions allowed the opening of a taphonomic window, which led to the appearance of fossils of these organisms (mostly soft-body) in an abundant and global way.
- Five different taphonomic styles can be distinguished between the Ediacaran fossils and these are: "Gravity cast", "Death Mask", "conception", "Fermeuse" and Nama style.
- Regarding the Ediacaran Fauna extinction, the most accepted hypothesis defend that the Ediacaran biota was probably replaced in a progressive way by Metazoan cambrian groups as a result of development in the structure and functioning of the ecosystems.

9. Referencias bibliográficas

- Anguita, F. (2002). Biografía de la Tierra: Historia de un planeta singular. Editorial Aguilar, 1ª Edición. 350pp.
- Antcliffe, J.B., Brasier, M.D. (2008). Charnia at 50: Developmental models for Ediacaran fronds. *Palaeontology*, 51: 11-26.
- Awramik, S. M., Margulis, L., Barghoorn, E. S. (1976). Evolutionary Processes in the Formation of Stromatolites. En Stromatolites. Walter, M. R., Eds Elsevier. 149-162 pp.

- Bekker, Y. R. (1992). The oldest Ediacaran biota of the Urals. *Izvestiya - Akademiya Nauk, Seriya Geologicheskaya*, 6: 16-24.
- Bertrand-Sarfati, J., Moussine-Pouchkine, A., Amard, B., Ahmed, A. A. K. (1995). First Ediacaran fauna found in western Africa and evidence for an early Cambrian glaciation. *Geology*, 23(2): 133-136.
- Billings, E. (1872). On some fossils from the primordial rocks of Newfoundland. *Canadian Naturalist and Geologist*, 6: 465-479.
- Brain, C. K. (1997). The importance of Nama Group sediments and fossils to the debate about animal origins. *Palaeontologia Africana*, 34: 1-13.
- Burgess, S. (2005). Ecological significance of the Ediacaran fauna preserved in the Rawnsley Quartzite, South Australia. *Journal of the Virtual Explorer*, 20: 9.
- Chakrabarti, A. (1990). Traces and dubiotraces: examples from the so-called Late Proterozoic siliciclastic rocks of the Vindhyan Supergroup around Maihar, India. *Precambrian Research*, 47(1): 141-153.
- Chang, H., Chu, X., Feng, L., Huang, J., Chen, Y. (2018). Marine redox stratification on the earliest Cambrian (ca. 542–529 Ma) Yangtze Platform. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 504: 75-85.
- Clapham, M.E., Narbonne, G. M., Gehling, J. (2003). Paleoeecology of the oldest known animal communities: Ediacaran assemblages at Mistaken Point, Newfoundland. *Paleobiology*, 29: 527-544.
- Clapham, M.E., Narbonne, G.M. (2002). Ediacaran epifaunal tiering. *Geology*, 30: 627-630.
- Cloud, P.E., Glaessner, M.F. (1982). The Ediacaran Period and System: Metazoa inherit the earth. *Science*, 217: 783-792.
- Conway, S. (1990). Late Precambrian and Cambrian soft-bodied faunas. *Annual Review of Earth & Planetary Sciences*, 18: 101-122.

- Cortijo, I., Martí Mus, M., Jensen, S., Palacios, T. (2010). A new species of Cloudina from the terminal Ediacaran of Spain. *Precambrian Research*, 176(1-4): 1-10.
- Cruse, T., Harris, L. B. (1994). Ediacaran fossils from the Stirling Range Formation, Western Australia. *Precambrian Research*, 67(1): 1-10.
- Darroch, S., Smith, E., Laflamme, M., Erwin, D. (2018). Ediacaran Extinction and Cambrian Explosion. *Trends In Ecology & Evolution*, 33(9): 653-663.
- De, C. (2006). Ediacara fossil assemblage in the upper Vindhya of Central India and its significance. *Journal of Asian Earth Sciences*, 27(5): 660-683.
- Dong, B., Long, X., Li, J., Yang, X., Zhao, B., Luo, J. (2019). Mo isotopic variations of a Cambrian sedimentary profile in the Huangling area, South China: Evidence for redox environment corresponding to the Cambrian Explosion. *Gondwana Research*, 69: 45-55.
- Dzik, J. (2003). Anatomical information content in the Ediacaran fossils and their possible zoological affinities. *Integrative and Comparative Biology*, 43: 114-126.
- Sibaja, R. D. (2015). Biota ediacárica, los primeros eumetazoos del registro fósil. *Ciencia Nicolatina*, 66, 41-61.
- Eriksson, K. A., MacGregor, I. M. (1981). Chapter 12 Precambrian Palaeontology of Southern Africa. En *Precambrian of The Southern Hemisphere*. Hunter, D. R., Eds. Elsevier. 813-833 pp.
- Fedonkin, M., Simonetta, A., Ivantsov, A. (2007). New data on Kimberella, the Vendian mollusc-like organism (White Sea region, Russia): palaeoecological and evolutionary implications. En *The Rise and Fall of the Ediacaran Biota*. Vickers-Rich, P. & Komarower, P. Eds. 157-179 pp.
- Fernández-López, S. R. (2000). Temas de tafonomía. Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid, 167 pp.
- Freeman, G. (2009). The rise of bilaterians. *Historical Biology*, 21(1–2): 99-114.

- Gehling, J.G. (1991) The case for Ediacaran fossil roots to the metazoan tree. *Geological Society Of India*, 20: 181-224
- Gehling, J.G., Narbonne, G.M., Anderson, M.M. (2000). The first named Ediacaran body fossil, *Aspidella terranovica*. *Palaeontology*, 43: 427-456.
- Glaessner, M.F. (1959). Precambrian coelenterata from Australia, Africa and England. *Nature*, 183: 1472-1473.
- Glaessner, M.F. (1984) The Dawn of Animal Life: A Biohistorical Study, *Cambridge University Press*, 244.
- Gould, S. J. (1984). The Ediacaran experiment. *Natural History*, 93(2): 14-18
- Grabau, A.W. (1922) The sinian system. *Bulletin of the Geological Society of China*, 1: 44-88.
- Gradstein, F., Ogg, J., Schmitz, M. (2012). The geologic time scale 2012. Editorial Elsevier. 413-135pp.
- Harland, W.B., Armstrong, R.L., Cox, A.V., Craig, L.E., Smith, A.G., Smith, D.G. (1989) A geologic time scale. *Cambridge University Press*, 263.
- Hofmann, H. J., Fritz, W. H., Narbonne, G. M. (1983). Ediacaran (Precambrian) fossils from the Wernecke Mountains, Northwestern Canada. *Science*, 221(4609): 455–457.
- Knoll, A. (2004). GEOLOGY: A New Period for the Geologic Time Scale. *Science*, 305(5684): 621-622.
- Knoll, A., Walter, M., Narbonne, G., Christine-Blick, N. (2006). The Ediacaran Period: a new addition to the geologic time scale. *Lethaia*, 39(1): 13-30.
- Laflamme, M., Darroch, S., Tweedt, S., Peterson, K., Erwin, D. (2013). The end of the Ediacara biota: Extinction, biotic replacement, or Cheshire Cat?. *Gondwana Research*, 23(2): 558-573.

- Lan, Z.-W., Chen, Z.-Q. (2012). Possible animal body fossils from the Late Neoproterozoic interglacial successions in the Kimberley region, northwestern Australia. *Gondwana Research*, 21(1): 293–301.
- Liu, A., Kenchington, C., Mitchell, E. (2015). Remarkable insights into the paleoecology of the Avalonian Ediacaran macrobiota. *Gondwana Research*, 27(4): 1355-1380.
- Lowenstam, H. A., Margulis, L. (1980). Evolutionary prerequisites for early phanerozoic calcareous skeletons. *Biosystems*, 12(1): 27-41.
- MacGabhann, B. A. (2014). There is no such thing as the 'Ediacara Biota'. *Geoscience Frontiers*, 5(1), 53-62.
- Mawson, D. & Sprigg, R.C. (1950). Subdivision of the Adelaide System. *Australian Journal of Science*, 13: 69-72.
- McCall, G. (2006). The Vendian (Ediacaran) in the geological record: Enigmas in geology's prelude to the Cambrian explosion. *Earth Science Reviews*. 77: 5-15.
- McMenamin, M. A. S. (1982). A case for two late Proterozoic - earliest Cambrian faunal province loci. *Geology*, 10(6): 290-292.
- McMenamin, M.A.S. (1998). The garden of ediacara: discovering the first complex life. *Columbia University Press*, 295.
- Meert, J. G., Lieberman, B. S. (2008). The Neoproterozoic assembly of Gondwana and its relationship to the Ediacaran-Cambrian radiation. *Gondwana Research*, 14(1): 5-21.
- Misra, S.B. (1969). Late Precambrian (?) fossils from southeastern Newfoundland. *Geological Society of America Bulletin*, 80: 2133-2140.
- Moseley, J., Ford, T. D. (1985). A stratigraphic revision of the Late Precambrian rocks of the Charnwood Forest, Leicestershire. *Mercian Geologist*, 10(1): 1-18.
- Narbonne, G. (1998) The Ediacara Biota: A Terminal Neoproterozoic Experiment in the Evolution of Life. *Geological Society of America*, 8 (2): 1-6.

- Narbonne, G. (2004). Modular construction of complex early Ediacaran life forms. *Science*, 305: 1141-1144.
- Narbonne, G. (2005). THE EDIACARA BIOTA: Neoproterozoic Origin of Animals and Their Ecosystems. *Annual Review Of Earth And Planetary Sciences*, 33(1): 421-442.
- Ogg, J., Ogg, G., Gradstein, F. (2016). A concise geologic time scale 2016. Editorial Elsevier. 29-39pp.
- Seilacher, A. (1992). Vendobionta and Psammocorallia: lost constructions of Precambrian evolution. *Journal Of The Geological Society*, 149(4): 607-613.
- Seilacher, A. (2007). The nature of vendobionts. Geological Society Of London Special Publications, 286(1): 387-397.
- Seilacher, A., Grazhdankin, D., Legouta, A. (2003). Ediacaran biota: The dawn of animal life in the shadow of giant protists. *Paleontological Research*, 7(1): 43-54.
- Selden, P., Nudds, J. (2012). Evolution of fossil ecosystems. CRC Press. 7-11.
- Shu, D., Isozaki, Y., Zhang, X., Han, J., Maruyama, S. (2014). Birth and early evolution of metazoans. *Gondwana Research*, 25(3): 884-895.
- Sokolov, B.S. (1952). On the age of the old sedimentary cover of the russian platform. *Izvestiya Akademii Nauk, Seriya geologicheskaya*, 5: 21-31.
- Sprigg, R.C. (1947). Early Cambrian (?) jellyfishes from the Flinders ranges, South Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia*. 71(2): 212-24.
- Sprigg, R.C. (1949). Early Cambrian "jellyfishes" of Ediacara, South Australia and Mount John, Kimberley District, Western Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia*. 73(1): 72-99.
- Termier, H., Termier, G. (1960). L'Édiacarien, premier étage paléontologique. *Revue générale des sciences pures et appliquées et bulletin de l'Association Française pour l'Avancement des Sciences*. 67: 79-87.

- Tewari, V. C. (2007). The rise and decline of the Ediacaran biota: palaeobiological and stable isotopic evidence from the NW and NE Lesser Himalaya, India. En *The Rise and Fall of the Ediacaran Biota*. Vickers-Rich, P. & Komarower, P. Eds. 77-102 pp.
- Trompette, R. (1982). Upper Proterozoic (1800-570 Ma) stratigraphy: A survey of lithostratigraphic, paleontological, radiochronological and magnetic correlations. *Precambrian Research*, 18(1): 27-52.
- Trusler, P., Stilwell, J., Vickers-Rich, P. (2007). Comment: future research directions for further analysis of *Kimberella*. En *The Rise and Fall of the Ediacaran Biota*. Vickers-Rich, P. & Komarower, P. Eds. 181-185 pp.
- Waggoner, B. (2003). The Ediacaran Biotas in Space and Time. *Integrative And Comparative Biology*, 43(1): 104-113.
- Wang, J., Chen, D., Yan, D., Wei, H., Xiang, L. (2012). Evolution from an anoxic to oxic deep ocean during the Ediacaran-Cambrian transition and implications for bioradiation. *Chemical Geology*, 306-307: 129-138.
- Wood, R. (2011). Paleoeology of the earliest skeletal metazoan communities: Implications for early biomineralization. *Earth Science Reviews*, 106(1-2): 184-190.
- Xiao, S., Laflamme, M. (2009). On the eve of animal radiation: phylogeny, ecology and evolution of the Ediacara biota. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(1): 31-40.
- Young, G. M. (2015). Environmental upheavals of the Ediacaran period and the Cambrian “explosion” of animal life. *Geoscience Frontiers*, 6(4): 523-535.
- Zakrevskaya, M. (2014). Paleoeological reconstruction of the Ediacaran benthic macroscopic communities of the White Sea (Russia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 410, 27-38.

<https://paleobiodb.org/> The Paleobiology Database